

Библиография. Установлено, что в эволюции паразитов отряда Aphelenchida, как и в эволюции других нематод, преобладающим направлением было переход от свободноживущих к паразитическим формам. Вместе с тем, в эволюции паразитических нематод отряда Aphelenchida выделяются и направления, связанные с переходом от паразитической жизни к симбиотической. В работе обсуждаются эти направления.

УДК 576.895.132

## ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПАРАЗИТИЗМА ФИТОНЕМАТОД ОТРЯДА APHELENCHIDA SIDDIQI, 1980

© А. Ю. Рысс

Зоологический институт РАН  
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034  
Поступила 04.04.2007

Развитие отношений с симбионтами отряда Aphelenchida шло из очагов грибного разложения органики в ассоциациях «нематода—гриб» с переходом нематод к временному эндопаразитизму в надземных частях растений, минуя эктопаразитизм. Исходно нематоды отряда Aphelenchida совмещали микофагию, фитофагию и отчасти хищничество. Насекомые (детритофаги и опылители) входили в жизненный цикл как переносчики, последние постепенно превращались в настоящих хозяев паразитических нематод с циклом из двух хозяев (растения и насекомого) с последующим переходом афеленхид к облигатному энтомопаразитизму.

Специализация жизненных циклов отряда Aphelenchida к насекомому-переносчику, в соответствии с предложенной в работе принципиальной моделью, осуществлялась в двух направлениях. В первом направлении устойчивые к неблагоприятным воздействиям окружающей среды специализированные латентные личинки,ственные уже примитивным представителям отряда (даулерларвы), превращались в дисперсионных личинок, а затем и в паразитических личинок. Во втором направлении дисперсионную функцию брали на себя оплодотворенные, но неполовозрелые (не яйцекладущие) самки. Оба этих направления специализации цикла возникали независимо в разных филогенетических линиях Aphelenchida. В каждом из этих направлений в различных семействах формировались как высокоспециализированные эktopаразиты, так и эндопаразиты насекомых.

**Ключевые слова:** Aphelenchida, эволюция, биогеография, фитонематоды, переносчики, насекомые.

Отряд Aphelenchida представляет собой широкораспространенную группу стилетных нематод подкласса Secernentia, включающую микофагов, фитофагов, хищников, а также паразитов растений и насекомых. От близкого отряда сецернентов Tylenchida афеленхиды отличаются следующими признаками: мощный метакорпус в виде бульбуза, в который открывается проток дорсальной железы глотки непосредственно кпереди от кутикулярного клапана (у тиленхид медиальный бульбус развит слабее, проток дорсальной железы вынесен кпереди и открывается у основания стомы, преобразованной в стилет — стоматостиль); телорабдиины исходной стомы диплогастерид гомологичны всему стилету афеленхид и лишь головкам стилета тилен-

хид, конус и рукоятка последнего гомологична метаабдюонам стомы диплогастерид; анус афеленхид поперечный щелевидный, а у тиленхид поровидный, округлый; у самцов афеленхид широкая плоская голова спикулы сидит на очень короткой рукоятке, тогда как у тиленхид округлая головка спикулы сидит на длинной рукоятке.

Отряд был обоснован Сиддики (Siddiqi, 1980), который доказал также независимость происхождения и негомологичность отделов стилетов Aphelenchida и Tylenchida. Замечательным свойством нематод афеленхид является способность к ангидробиозу. Большинство видов отряда впадает в обратимое состояние покоя при высыхании субстрата и при его промораживании. У ряда таксонов имеются латентные личинки, наиболее устойчивые к перенесению неблагоприятных условий и специализированные для расселения видов, что рассмотрено в последующих разделах.

Отряд включает ряд опасных вредителей сельскохозяйственных растений и лесонасаждений, а также объектов карантина растений мирового и регионального значения. К ним относятся стволовая сосновая нематода *Bursaphelenchus xylophilus*, вызывающая вилт коммерческих хвойных деревьев, кокосовая нематода *Bursaphelenchus cocophilus*, вызывающая гибель плантаций кокосовых пальм в Карибском регионе, а также земляничная нематода *Aphelenchoïdes fragariae*, хризантемная нематода *Aphelenchoïdes ritzemabosi* и крайне опасный для рисовых плантаций *Aphelenchoïdes besseyi* (Franklin, Siddiqi, 1972; Siddiqi, 1974; Brathwaite, Siddiqi, 1975; Ryss et al., 2005); гнилостная овсяная нематода *Aphelenchus avenae* усугубляет виртициллезный вилт на томатах (Hooper, 1974). К опасным вредителям культивируемых шампиньонов относятся грибной парафеленх *Paraphelenchus myceliophthorus* и компостная нематода *Aphelenchoïdes composticola* (Кирьянова, Краль, 1971; Барановская, 1981, 1984; Hunt, 1993).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучена морфология нематод по препаратам коллекции Зоологического института РАН и проведен анализ литературных данных. За основу принята классификация отряда Aphelenchida, предложенная Хантом (Hunt, 1993).

Для построения дендрограмм отношений таксонов по морфологическим признакам использован способ UPGMA. Он оказался очень полезен при выделении кластеров, хорошо отличающихся по группам диагностических признаков, и был очень эффективен при использовании морфологических структур: копулятивного аппарата, структур стомы и глотки, сложных придатков хвоста и биологических особенностей таксонов. Все признаки, использованные для построения дендрограмм, были полиморфными, т. е. включали 2 или 3 состояния, которые пронумерованы от 1 до 3. Для построения дендрограмм использована программа PAUP v. 04b10 (Swofford, 2003).

## ДВА НАДСЕМЕЙСТВА ОТРЯДА APHELENCHIDA: APHELENCHOIDEA И APHELENCHOIDOIDEA

Наличие дейридов и фазмидов у надсем. Aphelenchoidea сближает последнее с внешними группами нематод подкласса Secernentia, особенно с примитивными представителями отряда Tylenchida. О том же свидетельствует наличие каудальной (пелодерной) бурсы у самцов некоторых представите-

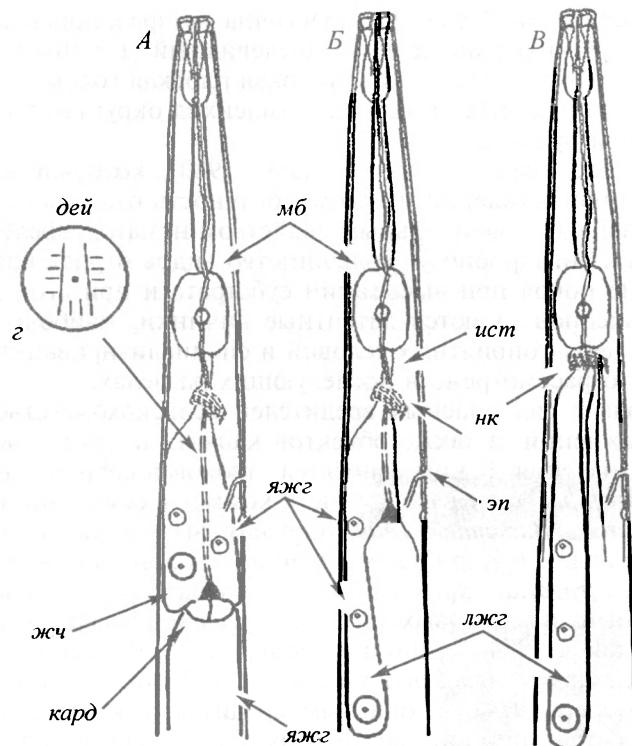


Рис. 1. Истмус, положение нервного кольца, строение лопасти желез глотки и дейрид отряда Aphelenchida.

*A, Б* — надсем. Aphelenchoidea; *В* — надсем. Aphelenchoidoidea; *Г* — дейрид надсем. Aphelenchoidea (у надсем. Aphelenchoidoidea дейрид отсутствует). *дей* — дейрид, *жч* — железистая часть глотки (без лопасти), *истм* — истмус, *кард* — кардий, *лжг* — лопасть желез глотки, *мб* — медиальный бульбус, *нк* — нервное кольцо, *скиши* — средний кишечник, *эп* — экскреторная пора, *яжд* — ядра желез глотки.

Fig. 1. Isthmus, position of nerve ring, structure of the pharynx gland lobe and deirid in the order Aphelenchida.

лей афеленхоидей, типичной для отряда тиленхид, а также губернакулюма и типично тиленхоидных спикул у всех Aphelenchoidea (рис. 1, 2, 3). Таким образом, Aphelenchoidea обладает набором плезиоморфных признаков, сближающих это надсемейство с внешними группами и поэтому афеленхоидей могут считаться наиболее примитивными в отряде афеленхид.

Напротив, у Aphelenchoidoidea произошла редукция фазмидов и дейридов, а также задней части глотки в связи с развитием лопасти желез глотки и возникновением гетеротопии ее желез. Эта редукция и гетеротопия позволяет разместиться увеличенным вследствие повышенной секреторной активности железам в узком переднем участке тела нематоды. Сходно проекал процесс формирования лопасти у сем. пратиленхид в отряде тиленхид (Рысс, 1987, 1988). Соответственно нервное кольцо становится у Aphelenchoidoidea циркумнтестиナルным, поскольку истмус отсутствует (рис. 1, *B*). У самцов афеленхоидей редуцированы бурса, губернакулум и упрощены спикулы, что свидетельствует об изменении исходного механизма копуляции (рис. 2, 3). Вероятно, это связано с увеличением размера спермиев у Aphelenchoidoidea по сравнению с примитивными Aphelenchoidea. У самок Aphelenchoidoidea также имеется сперматека (рис. 4), отсутствующая

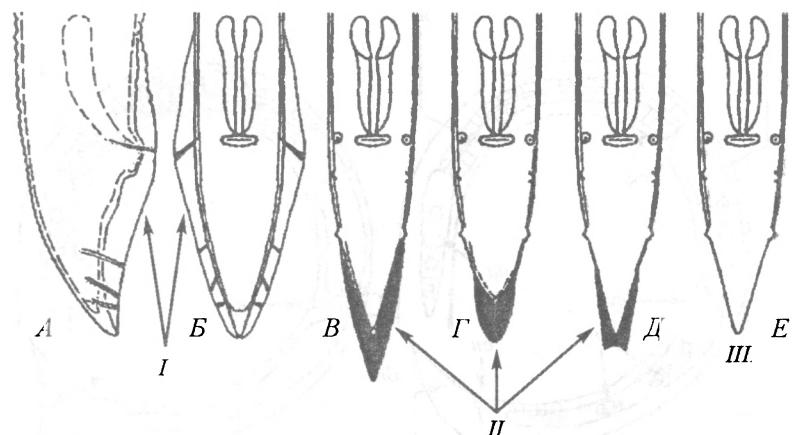


Рис. 2. Форма хвоста самца отряда Aphelenchida.

*A, Б* — надсем. *Aphelenchoidea* (имеется настоящая пелодерная бурса); *В, Г, Д, Е* — надсем. *Aphelenchoidoidea*; *В, Г, Д* — сем. *Parasitaphelenchidae* (имеется бурсо-подобное крыло на терминусе); *Е* — остальные *Aphelenchoidoidea* (бурса отсутствует). *I* — настоящая бурса, *II* — бурсо-подобное крыло терминуса хвоста самца, *III* — бурса отсутствует.

Fig. 2. Male tail shape in order Aphelenchida.

у самок *Aphelenchoidea*, у которых спермии депонированы в передней матке и заднем мешке матки. Сперматека афеленхоидей возникла в отряде афеленхид независимо от сперматеки близкого отряда *Tylenchida*: этот вывод можно сделать на основании того, что у более примитивных *Aphelenchoidea* сперматеки отсутствуют. Функция сперматеки — депонирование спермы самца на длительное время, что делает достаточным однократную копуляцию в течение жизни самки при постоянной яйцекладке. Присобретение сперматеки, таким образом, представляет собой прогрессивное биологическое приспособление афеленхоидей, дающее возможность быстрого размножения и увеличения численности потомства при сохранении амфимиктического способа размножения.

*Aphelenchoidea* питаются мицелием грибов, обычно в очагах грибного разложения растительных тканей, таким образом, являясь важным звеном дегритной пищевой цепи. Таким же типом питания обладают наиболее при-

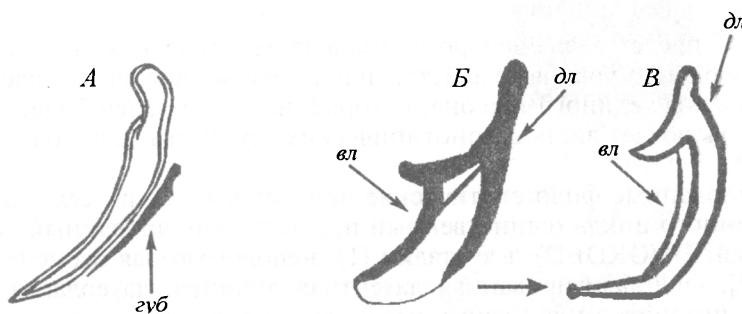


Рис. 3. Спикаулы самцов отряда Aphelenchida.

*А* — надсем. *Aphelenchoidea*; *Б, В* — надсем. *Aphelenchoidoidea*. *губ* — губернакулум, *вл* — вентральный лимб, *дл* — дорсальный лимб.

Fig. 3. Male spicules in the order Aphelenchida.

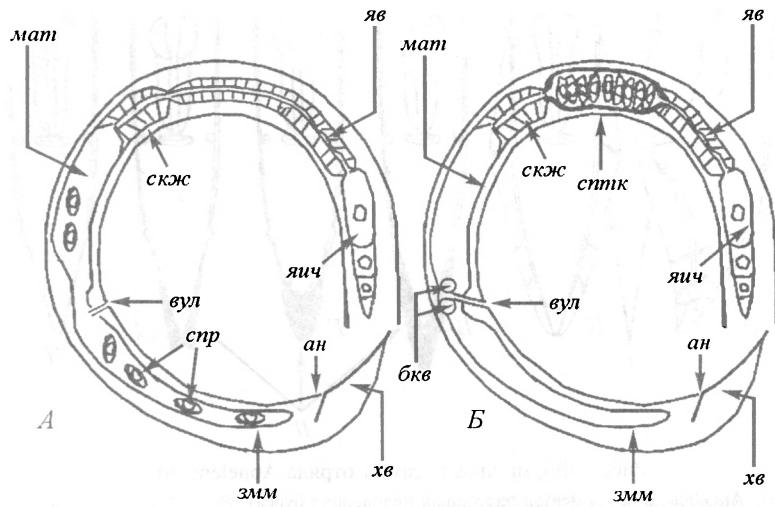


Рис. 4. Строение половой системы самки.

*A* — Aphelenchoidea (сперматека отсутствует, спермии в матке), *Б* — Aphelenchoidoidea (имеется сперматека со спермиями). *ан* — анус, *бкв* — базальное мышечное кольцо вагины, *вул* — вульва, *змм* — задний мешок матки, *мат* — матка, *скж* — скролуповая железа, *спр* — спермий, *сптк* — сперматека, *хв* — хвост, *яич* — яичник, *яв* — яйцевод.

Fig. 4. Structure of female genital system.

митивные группы более продвинутых Aphelenchoidoidea (сем. Aphelenchidae, нематоды сем. Seinuridae комбинируют микрофагию и хищничество). Однако общей тенденцией эволюционной специализации Aphelenchoidoidea является включение в жизненный цикл насекомых как в качестве переносчиков специализированных дисперсных личинок или оплодотворенных, но не яйцекладущих, самок нематод (сем. Parasitaphelenchidae, Ektaphelenchidae), так и в качестве хозяев половозрелых особей червей (эктопаразитические нематоды сем. Acugutturidae и эндопаразитические нематоды сем. Entaphelenchidae).

#### ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ОТРЯДА APHELENCHIDA

На рис. 7 представлена дендрограмма филогенетических отношений отряда Aphelenchida до уровня семейств. Дендрограмма включает надсем. Aphelenchoidea в виде единого таксона, который не представлен более подробно, поскольку включает лишь 2 монотипических семейства (одна очевидная бифуркация).

Использованные филогенетические признаки: **C1** — расселительная стадия жизненного цикла (единственный признак, маркированный как неупорядоченный, UNORDERED): все стадии [1]; неполовозрелая осемененная самка (IF) [2]; специализированная латентная личинка, дауэрларва (DL) [3]. **C2** — тип питания: микрофагия в комбинации с фитофагией и хищничеством [1]; эктопаразитизм на насекомых [2]; эндопаразитизм в насекомых [3]. **C3** — коническая часть стилета: менее 60 % общей длины стилета [1]; более 70 % общей длины стилета [2]. **C4** — форма тела половозрелой (яйцепродуцирующей) самки: червеобразная, не вздутая [1]; вздутая у половозрелой

Таблица 1

Матрица признаков для дендрограммы филогенетических отношений семейств в отряде Aphelenchida и надсем. Aphelenchoidoidea

Table 1. Matrix of characters for the dendrogram of phylogenetic relations of families in the order Aphelenchida and superfam. Aphelenchoidoidea

Семейство / Признак	C1 (UNORD)	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9
Acugutturidae	2	2	2	(12)	1	2	1	2	1
Entaphelenchidae	2	3	1	2	1	2	(12)	1	2
Parasitaphelenchidae	3	(23)	1	1	2	2	1	2	1
Ektaphelenchidae	(23)	2	1	1	1	2	2	(12)	1
Aphelenchooididae	(13)	(123)	1	1	1	2	1	(12)	2
Seinuridae	1	1	1	1	1	2	1	(12)	1
Aphelenchoidea	1	1	1	1	1	1	1	2	1

самки, тогда как у неполовозрелой самки тело червеобразное [2]. **C5** — бурсальное крыло самца: отсутствует [1]; имеется [2]. **C6** — сперматека отсутствует [1]; имеется [2]. **C7** — ректум и анус у самки: имеются [1]; отсутствуют [2]. **C8** — головки стилета: отсутствуют [1]; имеются [2]. **C9** — кончик хвоста самки: с 3—4 туберкулами [1]; без туберкул [2].

Матрица дендрограммы приведена в табл. 1.

**НАДСЕМЕЙСТВО APHELENCHOIDEA:  
СЕМЕЙСТВА APHELENCHIDAE И PARAPHELENCHIDAE;  
МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЛИК ПРЕДКА ОТРЯДА APHELENCHIDA**

Оба семейства надсем. Aphelenchoidea — Aphelenchidae и Paraphelenchidae — сходны по биологии: питание осуществляется на гифах грибов, обычно в очагах грибного разложения растительных тканей (Парамонов, 1962, 1970; Hunt, 1993). Некоторые виды считаются патогенными для культур, выращиваемых в теплых почвах и теплицах (*Aphelenchus avenae*, *Paraphelenchus pseudoparietinus*) и культур шампиньонов (*P. myceliophthorus*). По строению глотки более продвинутым несомненно является сем. Aphelenchidae, тогда как наличие бурсы с ребрами — папиллами у самцов этого семейства сближает его с внешними группами Secernentia (отрядами Tylenchida и Rhabditida). Поэтому предок этого примитивного надсемейства (а следовательно, и всего отряда Aphelenchida), несомненно, был микофагом и обладал компактным базальным железистым телом (как у *Paraphelenchus*) (рис. 1, *A*), дегидратами и фазмидами (рис. 1, *Г*; 5, *А*, *Б*), четырьмя линиями латерального поля (как у личинок Aphelenchoidea и половозрелых особей большинства видов Aphelenchoidoidea) (рис. 5, *В*, *Д*). Самки предка обладали овальной вульвой (как самки *Aphelenchus*), монопродельфной половой трубкой с редуцированной задней ветвью женской половой системы (рис. 4). Специализированная сперматека отсутствовала, спермии депонировались в передней матке и заднем мешке матери (рис. 4, *А*). Хвост нес пару терминальных фазмидов в виде пор, осуществлявших чувствительную и железистую функцию, видимо, для адгезии к субстрату и особям своего вида (образование клубков, англ.: *swarming* для удерживания влаги и копуляции) (рис. 5, *А*, *Б*). Самцы предка обладали каудальной (пелодерной) бурсой с 4 парными ребрами-папиллами (как у *Aphelenchus*) и расположенной на передней губе клоаки парой сближенных вентральных папилл (как у *Paraphelenchus*) (рис. 6, *А—Г*).

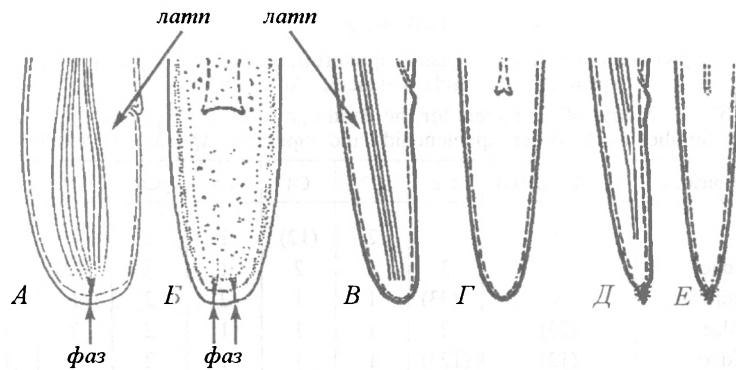


Рис. 5. Инцизуры бокового поля отряда Aphelenchida.  
A, B — надсем. Aphelenchoidea; B—E — надсем. Aphelenchoidoidea. A, B, Д — вид с латеральной стороны;  
Б, Г, Е — вид с вентральной стороны. латп — латеральное поле, фаз — фазмиды.

Fig. 5. Incisions of the lateral field in the order Aphelenchida.

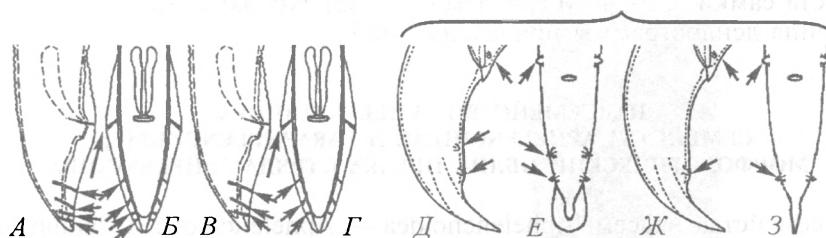


Рис. 6. Каудальные папиллы самца отряда Aphelenchida.  
A—Г — надсем. Aphelenchoidea; Д—З — надсем. Aphelenchoidoidea. A, B, Д, Ж — вид сбоку; Б, Г, Е, З — вид с вентральной стороны. Папиллы указаны стрелками.

Fig. 6. Male caudal papillae of the order Aphelenchida.

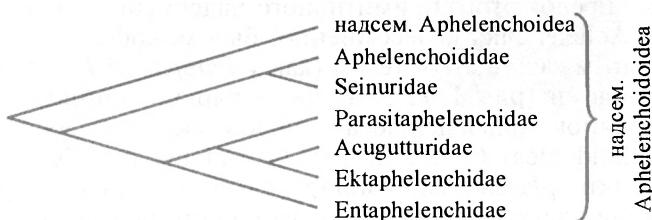


Рис. 7. Филогенетические отношения в отряде Aphelenchida на уровне примитивного надсем. Aphelenchoidea и семейств, входящих в надсем. Aphelenchoidoidea.

Длина дерева = 22; CI = 0.95; HI = 0.05; CI без неинформативных признаков = 0.91; HI без неинформативных признаков = 0.09; RI = 0.75; RC = 0.72; f значение = 13; f-отношение = 0.25 (признак CI: дисперсионная стадия маркирован как unordered, так как между типами расселения личинкой и неполовозрелой самкой имеются противоположные направления переходов, программой PAUP такие признаки автоматически исключены из расчета f значения).

Fig. 7. Phylogenetic relations in the order Aphelenchida at the level of primitive superfam. Aphelenchoidea and families of the advanced superfam. Aphelenchoidoidea.

По крайней мере, одна из двух субтерминальных папилл самца, вероятно, гомологична фазмидам; не исключено, что фазмиды исходно представляли собой два латеральных ряда желез и папилл вблизи терминуса и впоследствии интегрировались в пару органов с тактильно-железистой функцией. Спикулы были узкие, с округлой головкой, имелся удлиненный губернакулум (как у Aphelenchidae и Paraphelenchidae) (рис. 3, A). Как амфимиктические виды Aphelenchidae и Paraphelenchidae, предок отряда обитал в регионах с теплым влажным климатом с обилием очагов грибного разложения растительных тканей. У *Aphelenchus* от облика предка сохранилось строение копулятивного аппарата самок и самцов, а железы глотки преобразованы в лопасть. У *Paraphelenchus* сохранилось примитивное строение желез глотки, но изменился копулятивный аппарат: бурса самцов редуцирована, вульва самок стала щелевидной, по бокам проксимального конца губернакулума самцов сформировалась пара склероций, вероятно, вспомогательных структур-распорок при копуляции с самками с щелевидной бурской. Таким образом, оба семейства совмещают примитивные и продвинутые признаки.

Дендрограмма надсемейства не приводится, поскольку оно состоит из 2 монотипических (состоящих из одного рода) семейств.

**НАДСЕМЕЙСТВО APHELENCHOIDOIDEA:  
МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЛИК ПРЕДКА НАДСЕМЕЙСТВА;  
НАПРАВЛЕНИЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ К ПАРАЗИТИЗМУ  
В СЕМЕЙСТВАХ APHELENCHOIDIDAE, SEINURIDAE, PARASITAPHELENCHIDAE,  
EKTAPHELENCHIDAE, ACUGUTTURIDAE, ENTAPHELENCHIDAE**

У Aphelenchoidoidea по сравнению с более примитивными Aphelenchoidea произошла редукция дейридов, фазмидов, пелодерной бурсы самцов, а также перестройка глотки, выразившаяся в редукции истмуса и развитии мощной лопасти глоточных желез (рис. 1); сформировалась также сперматека, что дало возможность сохранять высокие темпы яйцекладки при минимальном числе копуляций (рис. 4, Б). При этом отмечено, что спермии при длительном нахождении в сперматеке меняют форму: исходно мелкие сферические после копуляции они превращаются в крупные дисковидные (Hirling, 1986). В пределах семейства можно наблюдать изменение морфологии как адаптацию к специфическим способам питания и типам паразитизма и форезии насекомыми-переносчиками. Переход к паразитизму, вероятно, происходит как от хищничества, так и от форезии, когда специализированные дисперсионные личинки (дауэрлавры) используют насекомого-переносчика для перемещения на новое растение-хозяина, пораженное грибковым заболеванием. Ниже проанализированы морфология и биология семейств афеленхоидоидей в порядке возрастания их специализации.

**Семейство APHELENCHOIDIDAE**

**Филогения (рис. 8)**

Использованные филогенетические признаки: **C1** — головки стилета: отсутствуют [1]; имеются [2]. **C2** — педункула с 4 туберкулами на кончике хвоста: имеется [1]; отсутствует [2]. **C3** — питание нематод и паразитизм их

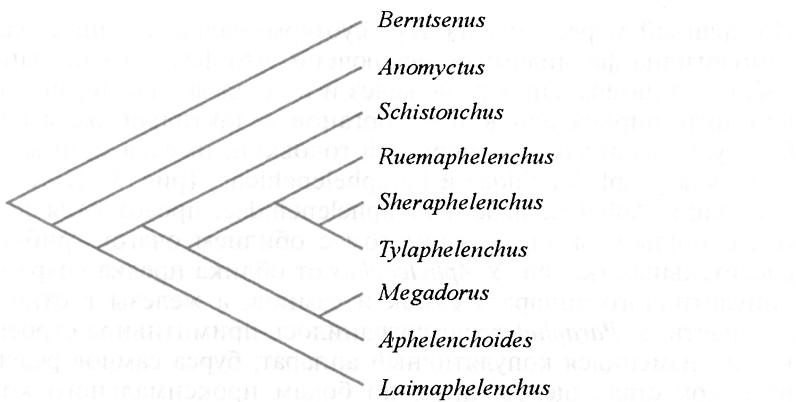


Рис. 8. Филогенетические отношения в сем. Aphelenchoididae.  
Длина дрэва = 17; CI = 0.67; HI = 0.33; RI = 0.5; RC = 0.33; f значение = 10; f-отношение = 0.20.  
Fig. 8. Phylogenetic relations in the fam. Aphelenchoididae.

личинок: микофагия и фитофагия [1]; эктопаразитизм на насекомых [2]; эндопаразитизм в насекомых [3].

Матрица дендрограммы приведена в табл. 2.

#### Эволюция

Наиболее близки по особенностям биологии и питания к примитивным Aphelenchoidea представителя сем. Aphelenchoididae. Большинство видов афеленхоидид питается гифами грибов в очагах грибного разложения растительных тканей и легко размножается в культурах базидиомицетов *in vitro*. Для выявления наиболее примитивных родов сем. Aphelenchoididae необходимо сравнить биологию и морфологию афеленхоидид с ближайшей внешней группой — примитивным надсем. Aphelenchoidea, точнее, с реконструированным выше предком Aphelenchoidea и отряда Aphelenchida в целом. По микофагии и отсутствию связи с насекомыми-переносчиками большинства видов можно выделить роды: *Aphelenchoides*, *Laimaphelenchus* и *Anomyctus*.

Как и у других Aphelenchoididae, дейриды у этих трех родов редуцированы, появилась обособленная сперматека в половой системе самки. Пара терминальных фазмидов Aphelenchoidea, вероятно, гомологична двум парам бахромчатых липких туберкул локомоторной педункулы *Laimaphelenchus*. Очевидна также гомология между этими двумя парами туберкул лаймафеленхов (имеющимися и у самцов) с двумя парами сближенных между собой терми-

Таблица 2

Матрица признаков для дендрограммы филогенетических отношений родов в сем. Aphelenchoididae

Table 2. Matrix of characters for the dendrogram of phylogenetic relations of genera in the fam. Aphelenchoididae

Род / Признак	C1	C2	C3	Род/Признак	C1	C2	C3
<i>Anomyctus</i>	1	2	1	<i>Ruemaphelenchus</i>	2	2	2
<i>Aphelenchoides</i>	2	2	1	<i>Schistonchus</i>	2	2	3
<i>Berntsenus</i>	1	2	2	<i>Sheraphelenchus</i>	2	2	2
<i>Laimaphelenchus</i>	2	1	1	<i>Tylaphelenchus</i>	2	2	2
<i>Megadorus</i>	2	2	1				

нальных папилл на хвосте самцов *Aphelenchoidea*. У *Aphelenchoides*, как и у большинства других *Aphelenchoididae*, терминальные папиллы слиты в железисто-папиллярную структуру — мукро, расположенную на кончике хвоста. Она может иметь весьма сложное строение и служит видовым диагностическим признаком в различных родах (*Aphelenchoides*, *Tylaphelenchus*).

Роды *Anomystus* и *Berntsenus* отличаются наличием очень длинного узкого стилета без головок, *Anomystus* также мощным обособленным губным диском. В этом сходство аномиктусов с длинностилетными формами из отр. *Tylenchida* — эктопаразитами корней: *Dolichodorus* и *Belonolaimus*, также обладающими мощным губным диском при огромном стилете. Сходство обусловлено параллелизмом: все эти роды являются корневыми эктопаразитами (*Anomystus* паразитирует в корне лебеды *Atriplex confertifolia* (Torr., Frem.)) (Allen, 1940). Таким образом, удлинение стилета и губной диск *Anomystus* можно считать вторичными приобретениями, как и педункул *Laimaphelenchus*. Наиболее близким к предковой форме большинства родов сем. *Aphelenchoididae* можно считать род *Aphelenchoides*. Однако и он несет в себе по крайней мере две синапоморфии: приобретение головок стилета (дихотомия с родами *Anomystus* и *Berntsenus*) и формирование мукро в результате слияния терминальных фазмидов и папилл (дихотомия с родом *Laimaphelenchus*) (рис. 8).

Остальные роды можно считать потомками различных групп многовидового рода *Aphelenchoides*, специализировавшимися к конкретным нишам. Род *Megadorus* — эктопаразит корней растений с мощным массивным стилетом с крупными головками. Три рода: *Tylaphelenchus*, *Ruemaphelenchus* и *Sheraphelenchus* сочетают микрофагию и питание клетками растений, но их дауерларвы являются эктопаразитами различных групп жуков: дауерларвы *Tylaphelenchus* используют в качестве переносчиков долгоносиков (Curculionidae), а также усачей (Cerambycidae) и короедов (Scolytidae), дауерларвы близкого рода *Ruemaphelenchus* переносятся жуками семейств Cerambycidae и Scolytidae, а род *Sheraphelenchus* — сем. Nitidulidae (Nickle, 1970b; Giblin et al., 1984). Растения-хозяева половозрелых особей *Sheraphelenchus* — цитрусовые, у остальных 2 эктопаразитических родов семейства, связанных с насекомыми, *Tylaphelenchus* и *Ruemaphelenchus*, хозяева — преимущественно сосновые Pinaceae. Надо отметить, что уже для некоторых видов *Aphelenchoides* и *Laimaphelenchus* отмечена форезия и эктопаразитизм дауерларв на насекомых: дауерларвы *L. pensobrinus* концентрируются вокруг спиракул метоторакса Scolytidae (Laumond, Carle, 1971); *Aphelenchoides stammeri* — безвредный микрофаг и комменсал сосновых деревьев переносится также жуками *Spondylis buprestoides* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera: Cerambycidae) на стадии личинки (Braasch, 1998).

Наиболее специализированными эндопаразитами насекомых среди сем. *Aphelenchoididae* можно считать нематод рода *Schistonchus*, паразитирующих на соцветиях *Ficus* и переносимых осами — опылителями родов *Blastophaga* и *Ceratosolen* (Gasparriini, 1864; Cobb, 1927; Goodey, 1928; Vovlas et al., 1992). Нематоды паразитируют на клетках соцветия на всех стадиях цикла развития, различные стадии способны проникать в гемоцель личинок и куколок ос. Последние развиваются до имаго и переносят нематод на новое соцветие, куда нематоды попадают в момент яйцекладки насекомого. Интересно, что нематоды размножаются, проходя весь цикла развития и в гемоцеле самок ос, но не отмечены в половозрелых самцах, что говорит о высокой специализации: распространение может происходить только самками ос в момент яйцекладки (Vovlas et al., 1992). *Schistonchus*, несомненно, также произошел от *Aphelenchoides* и близок к последнему по морфологии.

## Семейство SEINURIDAE

### Филогения (рис. 9)

Использованные филогенетические признаки: **C1** — амфида: очень крупные [1]; поровидные [2]. **C2** — головная область — 1: не обособленная [1]; обособленная [2]. **C3** — кончик хвоста самки: головчатый [1]; тонко округлый [2]; нитевидный [3]. **C4** — подобная губернакулюму крошечная структура у задней стороны отверстия клоаки: имеется [1]; отсутствует [2]. **C5** — коническая часть стилета: цельная [1]; составная из двух частей, соединенных утолщенным кутикулярным кольцом [2].

Матрица дендрограммы приведена в табл. 3.

### Эволюция

Виды близкого афеленхидам сем. Seinuridae наряду с микофагией (большинство видов сейнур можно размножить на грибных культурах) переходят к хищничеству на других нематодах: бактериофагах, фитопаразитах и микофагах, прокалывая покровы жертв мощным стилетом (Linford, 1937; Linford, Oliveira, 1937; Hechler, 1963; Wood, 1975). Это отличает их от других нематод отряда Aphelenchida. Сейнуриды активно подвижны, в связи с чем у них увеличен хвост (отношение длины хвоста к анальному диаметру более 4), его кончик представляет собой шиловидный кутикулярный вырост (у самцов и самок). Пример сейнурид показывает значение колющей стомы афеленхид как универсальной адаптации не только к питанию мицелием и растительными клетками, но и для перфорации покровов других животных. Это значит, что стилет возник до перехода афеленхид к паразитизму на растениях. Он явился важной преадаптацией к фитопаразитизму (как и к хищничеству у сейнур), а не был адаптацией, возникшей как приспособление к растительноядности.

Хищничество и связанное с этим удлинение хвоста и стилета, вероятно, являются вторичными адаптациями сейнурид (Парамонов, 1970). Будучи свободноживущими нематодами, они сохраняют также ряд примитивных особенностей строения, важных для понимания морфологии предка отряда Aphelenchida в целом. К ним относится отсутствие головок стилета и перпендикулярное расположение вагины к поверхности тела (как у дидельфных самок внешних групп сецернетов). Эти признаки имеются у многих видов сейнурид. Наиболее примитивным, вероятно, является род *Pariaphelen-*

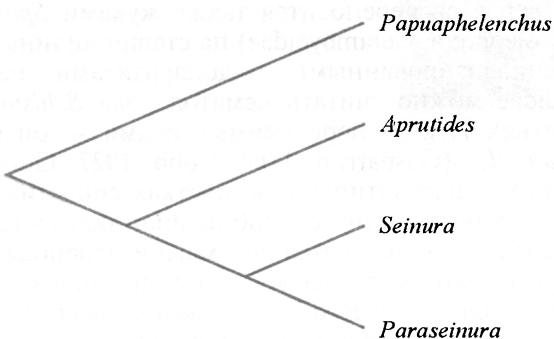


Рис. 9. Филогенетические отношения в сем. Seinuridae.

Длина древа = 6; CI = 1.00; HI = 0.0; RI = 1.00; RC = 1.00; f значение = 1; f-отношение = 0.06.

Fig. 9. Phylogenetic relations in the fam. Seinuridae.

Таблица 3

Матрица признаков для дендрограммы  
филогенетических отношений родов в сем. Seinuridae

Table 3. Matrix of characters for the dendrogram of phylogenetic relations  
of genera in the fam. Seinuridae

Род / Признак	C1	C2	C3	C4	C5
<i>Papuaphelenchus</i>	1	1	2	?	1
<i>Aprutides</i>	2	2	1	1	1
<i>Seinura</i>	2	2	3	2	1
<i>Paraseinura</i>	2	2	3	1	2

*chus*. У этого рода крупные губные амфида, необособленная губная область без губного диска и со слабым внутренним скелетом, отсутствие головок короткого стилета и округлый не нитевидный хвост. От этого рода, вероятно, произошел род *Aprutides*, хвост которого еще незначительно удлинен и округлый на конце, а копулятивный аппарат самца включает крошечную подобную губернакулюму структуру, что также, вероятно, следует рассматривать как примитивную особенность, сближающую *Aprutides* с надсем. Aphelenchoidea. От *Papuaphelenchus* и *Aprutides*, вероятно, произошли нематоды рода *Seinura*, который по числу видов (более 50) можно рассматривать как наиболее успешный в семействе. У сейнур амфида компактные, в передней части губной области; хвост сильно удлинен, на конце нитевидный; у большинства видов вагина скошена вентрально и имеются головки стилета. От *Seinura* произошел близкий род *Paraseinura* с дополнительной адаптацией к хищничеству — появлением членистого конуса стилета. У парасейнур имеется скошенная вентрально вагина, как и у наиболее продвинутых сейнур. Сейнуриды наиболее близки к сем. Aphelenchoididae, в особенности к свободноживущему роду *Anomyctus*, также обладающему длинным узким стилетом без головок и коническим удлиненным хвостом. Оба эти семейства наиболее близки к более примитивным Aphelenchoidea, особенно роды *Papuaphelenchus*, *Aprutides* (Seinuridae) и *Anomyctus*, *Laimaphelenchus*, *Aphelenchoides* (Aphelenchoididae). Логично рассматривать сейнурид как одну из наиболее древних и примитивных групп отряда Aphelenchida.

#### Семейство PARASITAPHELENCHIDAE

Другим близким к Aphelenchoididae семейством является сем. Parasitaphelenchidae, включающее 2 рода: *Bursaphelenchus* и *Parasitaphelenchus*. Виды семейства могут полностью проходить жизненный цикл на культурах грибов, однако в природе эти нематоды распространяются посредством переноса насекомыми (обычно жуками короедами или усачами) специализированной дисперсионной личинки J3D/J4D (Hunt, 1993; Giblin-Davis et al., 2003; Ryss et al., 2005). Схема жизненного цикла Parasitaphelenchidae показана на рис. 13, *Б*, *В*. Это семейство отличается наличием терминальной бурсы (точнее, бурсального крыла) у самцов позади последней пары папилл (рис. 2, *Б*, *Г*, *Д*). Показано, что позади 3-й пары каудальных папилл (рис. 6, *Д*, *Е*) у некоторых видов имеется еще 2 пары железистых папилл (Fuchs, 1937; Rühm, 1956; Giblin-Davis et al., 2003). Бурса является вспомогательным органом при копуляции с самкой. В культурах грибов видно, что половозрелые

особи: самки и самцы образуют клубки (*swarming*), слипаясь хвостовыми концами. Видно, что в таких клубках происходит процесс копуляции: хвост самца изогнут наподобие ручки зонтика липким бурсальным крылом внутрь, поэтому слипания самцов с самками не происходит, тогда как прямой конический хвост самки легко попадает внутрь липкого изнутри, крюкообразного хвоста самца (неопубликованное наблюдение автора). Два близких рода отличаются способами переноса насекомым дисперсионной личинки J3D/J4D (линька J3D > J4D происходит около, на или в насекомом). Виды обоих родов заражают насекомое на стадии куколки.

У нематод *Bursaphelenchus* личинка прикрепляется под зачатками надкрыльев куколки жука или влезает в его трахеи (Fuchs, 1937; Rühm, 1956; Braasch, 2001) (рис. 13, *Б*). У *Parasitaphelenchus* дисперсионная личинка проникает через трахеи или через покровы в гемоцель куколки, превращающейся затем в имаго (Rühm, 1956; Saunders, Norris, 1961; Hunt, Hague, 1974; Hunt, 1993) (рис. 13, *В*). Эндопаразитические локализация и питание в гемоцеле дисперсионной личинки *Parasitaphelenchus*, а также редукция у нее стилета и развитие крюка, используемого для проникновения в куколки жуков короедов являются вторичными приспособлениями, отличающими этот род от более примитивного *Bursaphelenchus*, дисперсионные стилетные личинки J3D которого прикрепляются к поверхности куколки и находятся в покоящемся состоянии до превращения куколки в имаго, затем линяют на J4D и последних имаго насекомого переносит на новое растение-хозяина. При питании насекомых молодыми побегами растений-хозяев (перед копуляцией жуков) или при яйцекладе после копуляции дисперсионная личинка выходит и попадает в ходы, образованные жуком, где питается клетками ксилемы растения или грибными гифами. В новой галерее, образованной жуком, личинки J4D линяют, превращаются в половозрелых особей. После откладки яиц из них выходят личинки J2 (первая линька внутри яйцевой оболочки), которые могут дать начало новому поколению микофагов или превратиться в дисперсионных личинок J3D, прикрепляющихся к поверхности тела или проникающих в трахеи куколок жуков (Mamiya, 1984) (рис. 13, *Б*). Такой же жизненный цикл и у нематод рода *Parasitaphelenchus*, за исключением проникновения дисперсионных личинок в гемоцель куколок насекомого переносчика. Вследствие питания дисперсионных личинок в гемоцеле эти личинки и половозрелые особи *Parasitaphelenchus* крупнее маленьких дисперсионных личинок и относительно небольших взрослых особей *Bursaphelenchus*. Они достигают в длину 3 мм и более, тогда как длина половозрелых особей бурсафеленхов составляет 1—1.5 мм (Massey, 1966; Hunt, Hague, 1974). Спикулы паразитафеленхов вторично сращены по медиальной линии, рострум сильно вытянут и достигает вентральной стенки тела: это также вторичные особенности рода.

У *Parasitaphelenchidae* отношения симбиоза: форезия, эктопаразитизм и эндопаразитизм ограничены ювенильной дисперсионной стадией. Отношения бурсафеленхов с насекомыми можно характеризовать как форезию с тенденцией к переходу к эктопаразитизму (факт питания дисперсионной личинки не доказан) (рис. 13, *Б*), а дисперсионные личинки паразитафеленхов в гемоцеле уже являются типичными эндопаразитами. Т. е. жизненный цикл *Parasitaphelenchus* (рис. 13, *В*) становится настоящим циклом паразита со сменой двух хозяев, растения и насекомого; насекомое из переносчика превращается в настоящего хозяина паразитической нематоды. *Parasitaphelenchus* можно рассматривать как вершину эволюции семейства в направлении специализации к паразитизму. *Parasitaphelenchidae* близко

к сем. Aphelenchoididae, в пределах последнего семейства — к нематодам рода *Aphelenchoides*. *Bursaphelenchus* близок к *Aphelenchoides*, отличаясь главным образом наличием хвостовой бурсы у самцов и насекомого-переносчика для стадии дисперсионной личинки нематоды. Однако в роде *Aphelenchoides* также имеются виды со сходным паразитафеленхидам циклом: *A. stammeri*, *A. microstylus* и, возможно, некоторые другие виды, связанные с сосновыми деревьями (*A. appendurus*, *A. clarus*, *A. montanus*, *A. parasexlineatus*, *A. resinosi*, *A. paramonovi*).

Дендрограмма семейства не приводится, поскольку оно состоит из 2 родов, более примитивного *Bursaphelenchus* и более продвинутого *Parasitaphelenchus*.

## Семейство EKTAPHELENCHIDAE

### Филогения (рис. 10)

Использованные филогенетические признаки: **C1** — головная область: высокая [1]; очень низкая [2]. **C2** — головки стилета: отсутствуют [1]; имеются [2]. **C3** — кончик хвоста: нитевидный или куполовидный с резким сужением хвоста к шиловидному кончику [1]; округлый или заостренный [2]. **C4** — место соединения прокорпуса с медиальным бульбусом: с отчетливым сужением прокорпуса [1]; без сужения прокорпуса [2]. **C5** — длина стилета: 15  $\mu\text{m}$  и более [1]; 10  $\mu\text{m}$  и менее [2]. **C6** — спикулы самца: широкие [1]; узкие [2]. **C7** — постбульварный мешок матки: имеется [1]; отсутствует [2]. **C8** — медиальный бульбус: овальный [1]; округлый [2]. **C9** — расселительная стадия жизненного цикла: личинки всех возрастов и половозрелые самцы и самки [1]; неполовозрелая осемененная самка [2]; специализированная латентная личинка (дауэрларва) [3].

Матрица дендрограммы приведена в табл. 4.

### Эволюция

Сем. Ektaphelenchidae также произошло от примитивных Aphelenchoididae. В отличие от последних, у эктафеленхид редуцированы ректум и анус у половозрелых самок. Жизненный цикл включает насекомого-переносчика (Coleoptera: Scolytidae; Diptera: Cecidomyiidae). Дисперсионные личинки J3D/J4D или неполовозрелые оплодотворенные самки заражают куколку

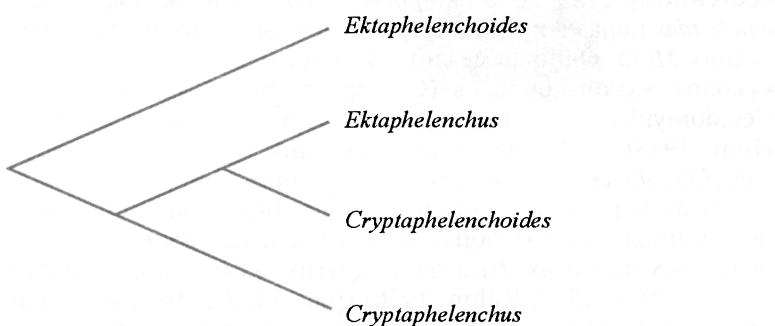


Рис. 10. Филогенетические отношения в сем. Ektaphelenchidae.

Длина древа = 7; CI = 0.91; HI = 0.09; RI = 0.00; RC = 0.00; f значение = 2; f-отношение = 0.06.

Fig. 10. Phylogenetic relations in the fam. Ektaphelenchidae.

Таблица 4

Матрица признаков для дендрограммы филогенетических отношений родов  
в сем. Ektaphelenchidae

Table 4. Matrix of characters for the dendrogram of phylogenetic relations  
of genera in the fam. Ektaphelenchidae

Род / Признак	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9
<i>Ektaphelenchoides</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ektaphelenchus</i>	1	2	2	1	1	1	1	1	2
<i>Cryptaphelenchoides</i>	1	2	2	2	1	1	1	1	2
<i>Cryptaphelenchus</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	3

насекомого, впоследствии превращающуюся в имаго. После переноса дисперсионной стадии насекомыми на другое растение нематоды превращаются в половозрелых особей, питающихся гифами грибов. Также ведут себя и продуцируемые половозрелыми самками личинки. Виды Ektaphelenchidae могут размножаться в грибной культуре (Коренченко, 1987; Hunt, 1993). Это означает, что все стадии цикла могут быть микрофагами и лишь для расселения нужно формирование специализированной дисперсионной стадии. Доказано, что личинки и оплодотворенные неполовозрелые самки эктафеленхид питаются эктопаразитически на насекомом-переносчике, отсасывая через стилет гемолимфу насекомого (Rühm, 1956; D. Hooper in Hunt, 1993, p. 108–109). Таким образом, по сравнению с *Bursaphelenchus* из близкого сем. Parasitaphelenchidae у Ektaphelenchidae происходит становление настоящего эктопаразитизма у дисперсионных стадий (личинок и оплодотворенной неполовозрелой самки). Как следствие специализации к эктопаразитизму, происходит редукция ректума и ануса.

Наиболее примитивным в сем. Ektaphelenchidae, несомненно, является род *Ektaphelenchoides*. Об этом говорит примитивная необособленная головная область со слабым внутренним скелетом, слабый стилет без базальных головок, также удлиненный хвост с нитевидным или шиловидным окончанием, сближающий этих нематод со свободноживущими и активно подвижными внешними группами: *Anomyctus* (Aphelenchoididae) и *Seinuridae*. Прокорпус эктафеленхойдесов соединен с медиальным бульбусом перетяжкой, это также свойственно активно подвижным нематодам. По этой особенности, также по широким спикулам, высокой губной области и длинному тонкостенному стилету к *Ektaphelenchoides* близок род *Ektaphelenchus*, *Ektaphelenchoides* паразитирует внутри ксилемы Pinaceae, Fagaceae и во внутренних тканях *Musa*. Одновременно эти нематоды питаются гемолимфой личинок и куколок жуков короедов (Coleoptera: Scolytidae) и мух *Xylodiplosis* (Diptera: Cecidomyiidae), для чего прокалывают их покровы стилетом (Baujard, 1984; Hunt, 1993). Эти насекомые на стадии имаго служат переносчиками нематод. *Ektaphelenchus* обитает в ходах короедов, половозрелые самки и личинки питаются, как микрофаги, а оплодотворенная неполовозрелая самка (дисперсионная стадия) образует прикрепительный кокон под эллоптами и на брюшных тергитах *Hylastes* и других жуков сем. Scolytidae (Thorne, 1935; Massey, 1956, 1974; Rühm, 1956) (рис. 13, Г). Это уже, несомненно, шаг в направлении специализации к насекомому-переносчику по сравнению с более примитивным *Ektaphelenchoides*. Следующим в филогенетической линии семейства и одновременно следующей стадией специализации к паразитизму на насекомых является род *Cryptaphelenchoides*. Криптафеленхойдесы отли-

чаются склеротизированной головной областью, коротким, но более мощным стилетом с широким каналом, отсутствием перетяжки прокорпуса перед медиальным бульбусом. Оплодотворенные неполовозрелые самки этого рода прикрепляются к покровам личинок 4-го и 5-го возрастов Scolytidae, а также под элитрами куколок и имаго жуков с помощью пленчатой структуры, расположенной на шее нематоды (Hunt, Hague, 1976). Самка в состоянии анабиоза переносится насекомым на новое растение сем. Pinaceae. Попав в новую галерею короеда, самка «оживает» и продуцирует личинок, все стадии развития нематоды питаются гифами грибов в галерее (Hunt, Hague, 1976) (рис. 13, Г). Рюм предполагает также, что возможно эктопаразитическое питание на куколках короедов (Rühm, 1956). Вершиной филогенетической линии семейства и специализации к энтомопаразитизму является род *Cryptaphelenchus*. Головная область склеротизирована, но сильно уплощена, а потому не обособлена от тела. Стилет очень короткий, но мощный, с базальными головками. Медиальный бульбус округлый, нет перетяжки истмуса перед ним. Тело этих нематод наиболее короткое по сравнению с другими родами семейства. Дисперсионными стадиями *Cryptaphelenchus* являются дауэрларвы J3D/J4D, проникающие в Мальпигиевы сосуды, или прикрепляющиеся под элитрами и меж сегментами брюшка короедов Scolytidae (Rühm, 1956) (рис. 13, Б). Укорочение тела и перенос дисперсионной стадии с оплодотворенной самки на ранние личиночные стадии, несомненно, является важной адаптацией цикла *Cryptaphelenchus* к энтомопаразитизму: личинки меньше по размеру и могут легче проникать на поверхность тела и внутрь жуков и лучше обеспечивать перенос на новое растение и грибницу (перестройка цикла в семействе показана на рис. 13, стрелка Г—Б). В филогенетической линии семейства эктафеленхид морфологические ряды изменений соответствуют преобразованию биологии нематод, со смещением дисперсионной функции на более ранние стадии жизненного цикла.

## Семейство ACUGUTTURIDAE

### Филогения (рис. 11)

Использованные филогенетические признаки: **C1** — форма тела самца и самки: червеобразная [1]; вздутая [2]. **C2** — экскреторная пора у половозрелых самок: позади медиального бульбуса [1]; около головной области [2]. **C3** —рострум спикулы самца: не трубчатый [1]; в виде тонкой длинной трубки [2]. **C4** — длина стилета: 70 мкм или менее [1]; более 70 мкм [2]. **C5** —

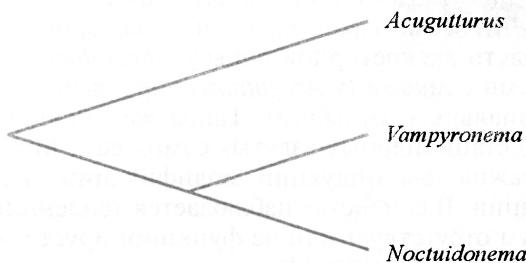


Рис. 11. Филогенетические отношения в сем. Acugutturidae.

Длина дерева = 5; CI = 1.0000; HI = 0; RI = 0/0; RC = 0/0; f значение = 0; f-отношение = 0.

Fig. 11. Phylogenetic relations in fam. Acugutturidae.

Таблица 5

Матрица признаков для дендрограммы  
филогенетических отношений родов в сем. Acugutturidae

Table 5. Matrix of characters for the dendrogram  
of phylogenetic relations of genera in the fam. Acugutturidae

Род / Признак	C1	C2	C3	C4	C5	C6
<i>Acugutturus</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Vampyronema</i>	2	2	2	1	2	1
<i>Noctuidonema</i>	2	2	2	2	3	2

длина спикул самца (по срединной дуге): менее 35 мкм [1]; 35—50 мкм [2]; 70 мкм и более [3]. С6 — кондилюс спикулы самца: отсутствует или маленький [1]; крупный обособленный [2].

Матрица дендрограммы приведена в табл. 5.

### Эволюция

Сем. Acugutturidae отличается очень длинным стилетом (более 50 мкм) с преобладающей конической частью, составляющей более 70 % его длины. Эти нематоды — специализированные эктопаразиты насекомых (тараканов и молей) Карибского региона. Естественно, длинный перфорирующий стилет является адаптацией к питанию гемолимфой хозяев. Тела самок наиболее специализированных родов *Vampyronema* и *Noctuidonema* вздутые, самки малоподвижны. Личинки и половозрелые особи концентрируются на брюшке и у основания крыльев насекомых (Remillet, Silvain, 1988; Rogers et al., 1990a, b; Simmons, Rogers, 1990a, b, 1991). Расселительной стадией служит оплодотворенная неполовозрелая самка (рис. 13, Д). Эти нематоды не питаются на грибах или тканях растений. Семейство представляет собой крайнюю ступень специализации к эктопаразитизму на насекомых. Эктопаразитизму способствует мягкость покровов половозрелых насекомых, используемых в качестве хозяев — тараканов и молей.

Несомненно, примитивным в семействе является род *Acugutturus* с червеобразным телом, относительно (для данного длинностилетного семейства) коротким стилетом и типичными афеленоидными спикулами. *Acugutturus* паразитирует на поверхности тела (преимущественно под крыльями) тараканов *Periplaneta americana* L. (Hunt, 1980). Два остальных рода *Noctuidonema* и *Vampyronema* паразитируют на молях также в Карибском регионе. *Noctuidonema* безусловно обладает более специализированной морфологией: гигантским стилетом 105—185 мкм и огромными чрезвычайно сложно устроенным спикулами. Интересен параллелизм, проявляющийся в смещении вперед к головной области экскреторной поры у *Noctuidonema* и *Vampyronema* — двух родов с вздутыми самками (у *Acugutturus* пора расположена позади нервного кольца и медиального бульбуза). Такое же смещение наблюдается в отряде Tylenchida у стационарных вздутых самок сем. Meloidogynidae. Вероятно, экскреция важна для индукции модификации тканей хозяина при стационарном питании. В семействе наблюдается тенденция к редукции ректума и ануса (ректум отсутствует или не функционирует у *Acugutturus* и *Vampyronema*), что сближает Acugutturidae с эктопаразитическими Ektaphelenchidae. Скорее всего это семейство нематод берет начало от примитивных Ektaphelenchidae, также являющихся эктопаразитами насекомых на стадиях дисперсионных личинок и неполовозрелых самок. Вероятно, акугуттуриды

произошли от Ektaphelenchidae, близких к *Anomyctus* (Aphelenchoididae); последний род близок к самому примитивному роду эктафеленхид *Ektaphelenchoides* (см. выше раздел по Ektaphelenchidae).

## Семейство ENTAPHELENCHIDAE

### Филогения (рис. 12)

Использованные филогенетические признаки: **C1** — адультные стадии в гемоцеле хозяина: только половозрелые яйцепродуцирующие самки (MF) [1]; самцы, неполовозрелые осемененные самки (IF), половозрелые яйцепродуцирующие самки (MF) [2]. **C2** — длина тела самцов и неполовозрелых осемененных самок: равна длине тела половозрелых яйцепродуцирующих самок [1]; в 4 и более раз меньше, чем длина тела половозрелых яйцепродуцирующих самок [2]. **C3** — постбульварный мешок матки: имеется [1]; отсутствует [2]. **C4** — тип размножения половозрелых самок: яйцерождение [1]; яйцевиворождение [2]. **C5** — преимущественная локализация самцов и неполовозрелых осемененных самок: в гемоцеле насекомого-переносчика и свободно вне насекомого [1]; внутри матки половозрелой самки нематод того же вида [2].

Матрица дендрограммы приведена в табл. 6.

### Эволюция

Сем. Entaphelenchidae — высшая ступень специализации отряда Aphelenchida к эндопаразитизму на насекомых. Дисперсионной стадией является оплодотворенная неполовозрелая самка, что сближает данное семейство с Entaphelenchidae. Неполовозрелая самка проникает через покровы в куколку или личинку насекомого-хозяина (Coleoptera: Staphylinidae, Silphidae, Curculionidae). Перфорация покровов насекомых, как и у *Parasitaphelenchus* (сем. Parasitaphelenchidae) происходит посредством стилета. Самка нематоды превращается в половозрелую форму, сильно увеличивается в диаметре и приступает к откладыванию яиц.

Наиболее примитивным в сем. Entaphelenchidae является род *Entaphelenchus*: в гемоцеле хозяина паразитирует половозрелая самка энтафеленхов, отрождающая яйца. Из них выходят личинки, развивающиеся до личинок третьего возраста J3, которые и покидают хозяина. Личинки линяют

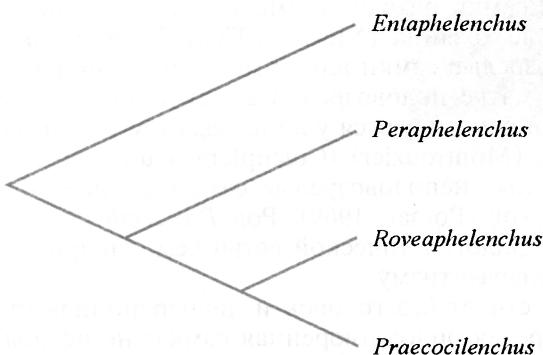


Рис. 12. Филогенетические отношения в сем. Entaphelenchidae.

Длина дерева = 7; CI = 0.83; HI = 0.17; RI = 0.80; RC = 0.67; f значение = 4; f-отношение = 0.22.

Fig. 12. Phylogenetic relations in the fam. Entaphelenchidae.

Таблица 6

Матрица признаков для дендрограммы  
филогенетических отношений родов в сем. Entaphelenchidae

Table 6. Matrix of characters for the dendrogram  
of phylogenetic relations of genera in the fam. Entaphelenchidae

Род / Признак	C1	C2	C3	C4	C5
<i>Entaphelenchus</i>	1	1	1	1	1
<i>Peraphelenchus</i>	2	1	1	1	1
<i>Roveaphelenchus</i>	2	2	2	2	1
<i>Praecocilenchus</i>	2	2	2	2	2

во внешней среде, превращаются в самцов и неполовозрелых самок. Последние после копуляции внедряются сквозь покровы в куколку жука-хозяина (Coleoptera: Staphilinidae) (Wachek, 1955) (рис. 13, Г). У более продвинутого рода *Peraphelenchus* все адультные стадии (не только половозрелые самки, но и самцы и оплодотворенные неяйцекладущие самки) паразитируют в гемоцеле хозяина (Coleoptera: Silphidae). Однако все адультные стадии еще близки по размерам тела, а неполовозрелые (неяйцекладущие) самки имеют развитый постбульварный мешок матки, обычно используемый самками афеленхид внешних групп при выведении яйца наружу. Самки *Peraphelenchus* яйцеродящие, откладывают яйца в гонаду хозяина, из яиц выплываются личинки, внутри гонады насекомого развивающиеся в самцов и неполовозрелых самок. После копуляции самцы погибают, а оплодотворенные неполовозрелые самки выходят через ректум хозяина наружу и внедряются в новую личинку жука (Wachek, 1955) (рис. 13, Д).

Роды *Roveaphelenchus* и *Praecocilenchus* более специализированы к энтомопаразитизму: размеры половозрелой самки сильно увеличены (до 2 мм и более), тогда как самцы и неполовозрелые самки становятся карликовыми (0.20–0.35 мм). Задний мешок матки у неполовозрелых самок этих двух родов редуцирован, половозрелые самки становятся яйцекладущими: гигантские матки их заполнены яйцами и вышедшими из них личинками разных возрастов. Дисперсионной стадией продолжает служить оплодотворенная неполовозрелая самка, выходящая из половозрелой особи хозяина и внедряющаяся в личинку или куколку насекомого. У *Roveaphelenchus* самцы и неполовозрелые самки находятся вместе с увеличенными половозрелыми самками в гемоцеле хозяина (Nickle, 1970a). У *Praecocilenchus* карликовые самцы и неполовозрелые самки внутриматочные: они развиваются из личинок в гигантской матке половозрелой самки и там же копулируют. Половозрелые самки концентрируются у яйцеклада (ovipositor) самок жуков *Rhynchophorus bilineatus* (Montrouzier) (Coleoptera: Curculionidae). После копуляции оплодотворенные неполовозрелые самки выходят наружу и заражают новых куколок жуков (Poinar, 1969). Род *Praecocilenchus* можно рассматривать как вершину филогенетической ветви сем. Entaphelenchidae и специализации к энтомопаразитизму.

Тонкостенный стилет без головок и дисперсионная стадия жизненного цикла (неполовозрелая оплодотворенная самка) не позволяют связать происхождение сем. Entaphelenchidae с высокоспециализированными эктопаразитическими Acugutturidae, Parasitaphelenchidae, *Schistonchus* (Aphelenchoididae), высшими Ektaphelenchidae: перечисленные таксоны используют личинку ранних возрастов в качестве дисперсионной стадии жизненного цикла.

Наиболее близким по морфологии к Entaphelenchidae можно считать примитивный род *Ektaphelenchoides* (Ektaphelenchidae). О близости к примитивным Ektaphelenchidae говорит сходство дисперсионной стадии (неполовозрелой оплодотворенной самки) у Entaphelenchidae и примитивных Ektaphelenchidae; общей чертой обеих семейств является также редукция ректума и ануса у большинства Entaphelenchidae. Вероятно, энтафеленхиды произошли от примитивных общих предков Ektaphelenchidae, Aphelenchoididae (подобных роду *Anomyctus*, также обладающих примитивным тонкостенным стилетом без головок) и Parasitaphelenchidae (рис. 7). В пользу раннего обособления Entaphelenchidae говорит наличие хвоста с 4 радиальными выростами у неполовозрелой самки *Roveaphelenchus*: этот признак сближает энтафеленхид с примитивными Aphelenchoididae (некоторые виды *Aphelenchoides*, все виды *Laimaphelenchus*).

#### ЭТАПЫ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ К ПАРАЗИТИЗМУ У НЕМАТОД ОТРЯДА ARHELENCHIDA (рис. 13)

Основные этапы становления энтомопаразитизма у нематод отряда Arhelenchida, вероятно, протекали в определенной последовательности. Исходно нематоды питались на гифах грибов в очагах грибного разложения растительных тканей (надсем. Aphelenchoidea; в надсем. Aphelenchoidoidea сем. Aphelenchoididae).

Включение в жизненный цикл нематод афеленхид насекомого-переносчика (обычного участника очагов грибного разложения растительной органики) увеличивало надежность жизненного цикла, точность попадания в сходные биотопы и одновременно привело к эволюционным процессам возрастающей специализации нематод к паразитизму на насекомых. Вероятно, исходно главной дисперсионной стадией была оплодотворенная неполовозрелая самка, что обеспечивало гораздо более быстрое размножение сразу после переноса насекомым, а главное, снижало риск отсутствия самца данного вида нематод в новом, выбранном насекомым-вектором очаге грибного разложения в момент появления там самки нематод (некоторые роды Ektaphelenchidae, все виды семейств Entaphelenchidae, Acugutturidae). Переход к распространению осемененной неполовозрелой самкой шел по двум путям специализации: к эктопаразитизму с приобретением очень длинного стилета (Acugutturidae); и к эндопаразитизму (Entaphelenchidae с утолщенной самкой и соответственно с увеличенным копулятивным аппаратом самцов и смещением вульвы самки к задней терминали).

Другим не менее перспективным путем развития отношений с насекомым-переносчиком оказался энтомопаразитизм одной из стадий жизненного цикла, а именно покоящейся личинки. Личинка меньше по размерам, ей легче проникнуть и закрепиться на поверхности тела или внутри насекомого, заражая личинку или куколку последнего. Грибные очаги расположены в напочвенном и надпочвенном ярусах (в отличие от бактериальных, расположенных преимущественно в почвенном слое) и часто подвергаются высыханию с последующим размачиванием. В связи с этим у нематод сформировалась адаптация — способность к ангидробиозу (обратному высыханию), преимущественно у специализированных личиночных стадий. Последние получили название дауерларвы (личинки длительного покоя). Дауерларвы в очагах грибного разложения часто прикрепляются к личинкам и куколкам

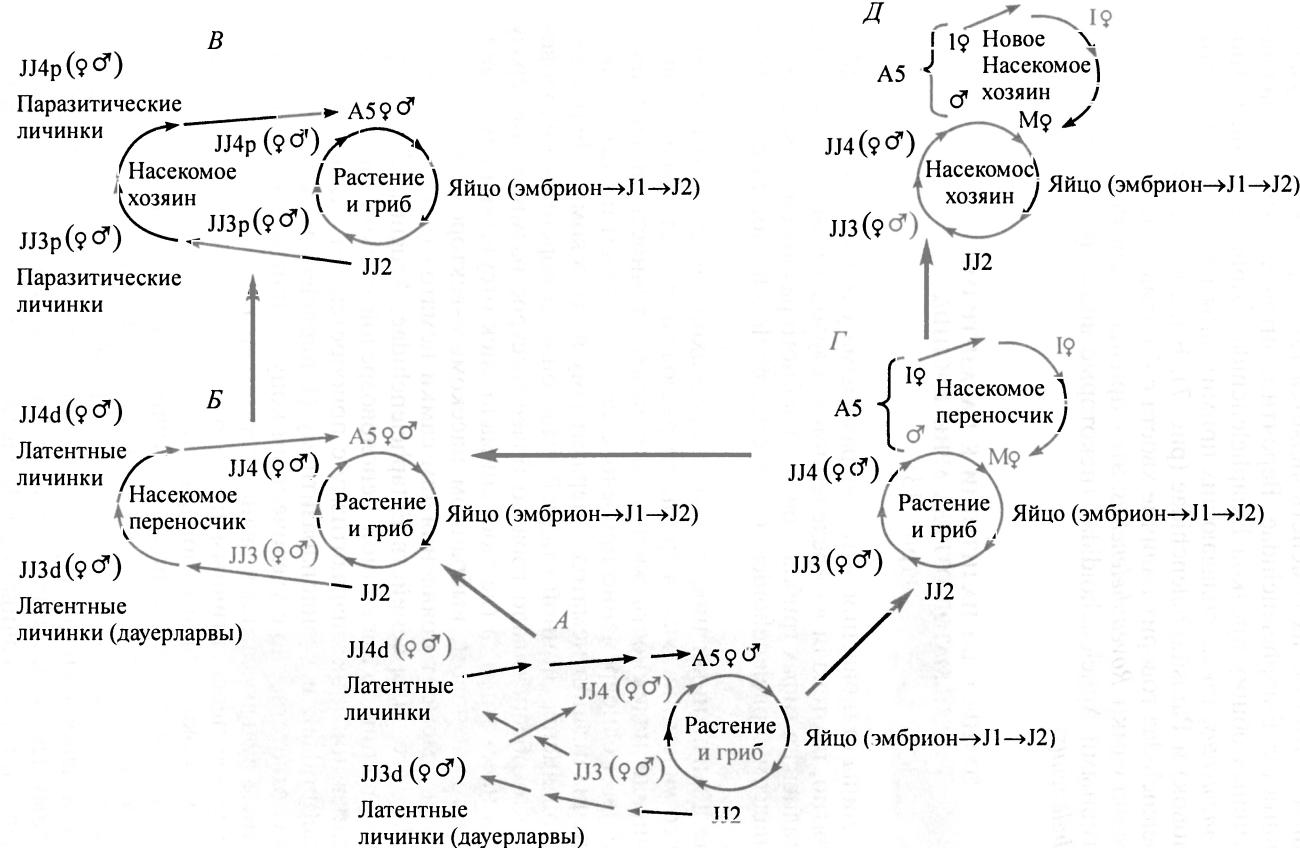


Рис. 13. Жизненные циклы нематод отряда Aphelenchida. Гипотетическая оригинальная схема эволюции.

*A* — цикл надсем. Aphelenchoidea и большинства родов сем. Aphelenchooididae (надсем. Aphelenchoidoidea); *Б—Г* — циклы надсем. Aphelenchoidoidea: *Б* — цикл *Bursaphelenchus* (сем. Parasitaphelenchidae), *Cryptaphelenchus* (сем. Ektaphelenchidae), *Typhlenchus*, *Ruemaphelenchus* и *Sheraphelenchus* (сем. Aphelenchooididae); *В* — цикл *Parasitaphelenchus* (сем. Parasitaphelenchidae) и *Schistonchus* (сем. Aphelenchooididae); *Г* — цикл большинства родов сем. Ektaphelenchidae; *Д* — цикл сем. Acugutturidae и Entaphelenchidae. Объяснения в тексте.

Fig. 13. Life cycle of nematodes of the order Aphelenchida. Hypothetical model of evolution.

насекомых-детритофагов. При превращении в имаго эти насекомые вновь откладывают яйца в сходные очаги грибного разложения органики. Поэтому для нематод-микрофагов связь жизненного цикла с насекомыми-паразитами и опылителями растений и детритофагами оказалась продуктивной, обеспечивая им эффективное целевое расселение по сходным биотопам. Даурларва превратилась в дисперсионную личинку (некоторые виды *Aphelenchoididae*), прикрепляющуюся к покровам куколок или личинок насекомых. Затем дисперсионная личинка стала проходить одну линьку во время метаморфоза насекомого, превращаясь в личинку следующего возраста (линька J3D/J4D: сем. *Parasitaphelenchidae*). Как видно на примере сем. *Parasitaphelenchidae*, дисперсионная личинка специализировалась или как эктопаразит (*Bursaphelenchus*), или как эндопаразит (*Parasitaphelenchus*). В первом случае дисперсионная личинка стала перфорировать покровы насекомого (личинки, куколки, имаго) стилетом и питаться гемолимфой хозяина, как настоящий эктопаразит (сем. *Ektaphelenchidae*). Дисперсионные личинки *Parasitaphelenchus* (сем. *Parasitaphelenchidae*) и *Schistoncus* (*Aphelenchoididae*) стали проникать через покровы куколки в гемоцель хозяина и превратились в эндопаразитов. При этом成虫的 нематоды оставались микрофагами. Энтомопаразитизм и векторный перенос личинок нематод насекомым на личиночной стадии червей оказался более эффективен, чем паразитирование или форезия оплодотворенной неполовозрелой самки нематод. Это видно на примере сем. *Ektaphelenchidae*, более примитивные роды которого используют в качестве дисперсионных стадий только неполовозрелых самок или неполовозрелых самок и личинок средних возрастов (J3 и J4) (*Ektaphelenchoides*, *Ektaphelenchus*, *Cryptaphelenchoides*), а у наиболее продвинутого рода *Cryptaphelenchus* распространение осуществляется личинками (даурларвами). Даурларвы мельче по размеру, что облегчает им заражение мелких личинок и куколок насекомого хозяина, и способны длительное время переносить неблагоприятные условия среды, что обеспечивает эффективное расселение на значительные расстояния (в том числе и между континентами). Важное преимущество даурларв перед неполовозрелыми самками — способность переносить неблагоприятные условия внешней среды — сделало успешными группы афеленхид с личиночными дисперсионными стадиями при расселении в холодных областях Северного полушария. Специализированные группы с неполовозрелой самкой как основной стадией расселения ограничены в своем распространении регионами с теплым климатом.

#### О ВОЗМОЖНЫХ ЦЕНТРАХ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ ОТРЯДА APHELENCHIDA И ЕГО СЕМЕЙСТВ (рис. 14)

Для выявления предполагаемых центров происхождения и расселения возможно использовать три подхода: определение регионов с наибольшим числом различных семейств и родов (центры расселения); определение регионов, где обитают наиболее примитивные представители отдельных семейств и отряда в целом; определение территорий эндемичного обитания (Mayr, 1969). Большинство семейств и родов отряда *Aphelenchida* обитает в Евразии и Северной Америке (табл. 7). Поэтому леса и степи Лавразии (ныне Голарктики) логично считать главным центром расселения отряда. Наиболее примитивные роды отдельных семейств также обитают преимущественно в Голарктике, что не обязательно говорит о первичных центрах

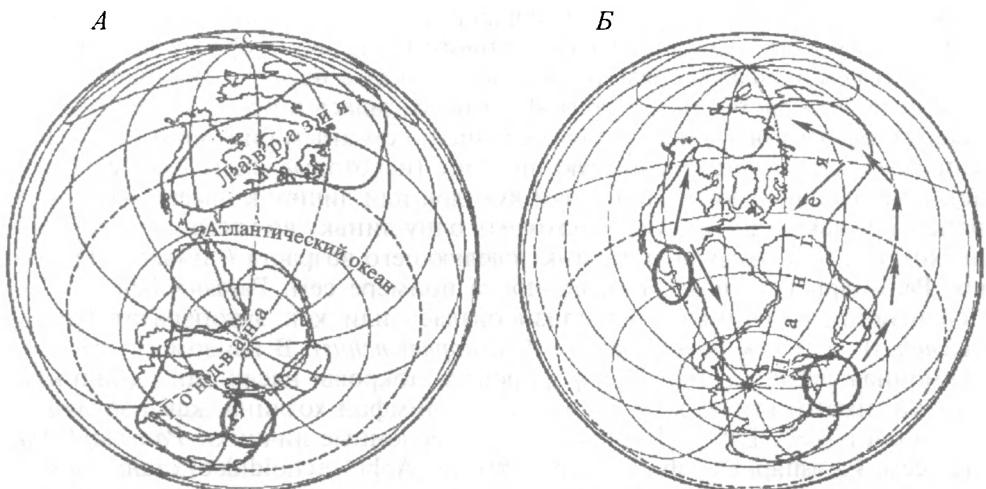


Рис. 14. Историческая биогеография отряда Aphelenchida (реконструкция по фаунистическим данным).

*A* — девон, *Б* — карбон. Круг показывает предполагаемую область происхождения отряда Aphelenchida на участке Гондваны, находящемся на стыке Индостана, Австралии и Антарктики. Стрелки на фигуре *Б* указывают пути исторической миграции групп видов рода и перемещения Индостана. Эллипс указывает вторичный очаг видообразования в Карибском регионе. Пояснения в тексте. Глобальные палеогеографические схемы материков по: Ушаков, Ясманов, 1984.

Fig. 14. Historical biogeography of the order Aphelenchida (reconstruction on faunistic data).

их происхождения. Поэтому важно посмотреть местонахождения наиболее примитивных групп за пределами Голарктики. Род *Anomyctus* кроме Голарктики встречен также в Австралии (Sauer, 1970), а *Laimaphelenchus* из того же сем. *Aphelenchooidae* обнаружен в Индии и Антарктике (Maslen, 1979; Releva, Chihev, 1999; Bajaj, Walia, 2000). Наиболее примитивный род *Pariaphelenchus* сем. *Seinuridae* найден только в Индо-Малайе (Папуа—Новая Гвинея). Наиболее примитивные виды рода *Bursaphelenchus* (*B. aberrans*, *B. hylobianum*, *B. sinensis*, *B. dongguanensis*) обнаружены в Китае, Индии и Индо-Малайе (Таиланд, Малайя) (Ryss et al., 2005). Выше показано, что этот род более примитивен, чем второй род сем. *Parasitaphelenchidae* *Parasitaphelenchus*. Виды родов надсем. *Aphelenchoidea* имеют всесветное распространение, однако большинство амфимиктических видов приурочено к теплым областям, что говорит о происхождении надсемейства из регионов с теплым климатом. Сказанное позволяет сделать вывод, что, несмотря на широкое распространение наибольшего числа родов и семейств отряда Aphelenchida в Северном полушарии, на территории бывшей Лавразии происхождение надсем. *Aphelenchoidea* и отряда Aphelenchida в целом наиболее вероятно связано с восточными районами бывшей Гондваны (Индии, Индо-Малайи, Австралии, Антарктики), предположительно в девоне, когда эти области характеризовались мягким теплым климатом (Ушаков, Ясманов, 1984) (рис. 14, *А*, предполагаемый центр происхождения помечен кругом). Из этих районов при соединении Гондваны и Лавразии афеленхиды распространились по лавразийской части Пангеи в карбоне, заняв лесные и степные зоны (рис. 14, *Б*, направления распространения указаны стрелками). Эндемизм продвинутых эктопаразитических *Acugutturidae* (высокоспециализированных паразитов молей и тараканов Карибского региона) следует признать

Таблица 7

Образ жизни и хозяева, распространение, расселительные стадии  
и переносчики семейств отряда Aphelenchida

Table 7. Bionomics and hosts, distribution, dispersal stages  
and vectors of the families of the order Aphelenchida

Семейство	Образ жизни и хозяева	Расселительная стадия	Таксон насекомых-переносчиков	Распространение
Надсем. Aphelenchoidea				
Aphelenchidae	Микрофаги и фитофаги	Все	Нет	Всесветное
Paraphelenchidae	То же	»	»	Америка, Евразия, Африка
Надсем. Aphelenchoidoidea				
Acugutturidae	Эктопаразиты насек.	IF	Blattodea, Lepidoptera	Центральная Америка
Aphelenchoididae	Микрофаги, фитофаги, эктофоретики и эндопаразиты насек.	Все	Нет, или Coleoptera: Scolytidae, Hymenoptera	Сев. и Юж. Америка, Индостан, Европа, Антарктика
Ektaphelenchidae	Эктопаразиты насек.	J3, J4, IF	Coleoptera: Scolytidae, Diptera: Cecidomyiidae	Северное полушарие
Entaphelenchidae	Эндопаразиты насек.	IF	Coleoptera: Staphylinidae, Silphidae	Европа, Индостан, Америка
Parasitaphelenchidae	Микрофаги, фитофаги, эктофоретики и эндопаразиты насек.	J3, J4	Coleoptera: Scolytidae, Cerambycidae	Северное полушарие
Seinuridae	Хищники	Все	Нет	Всесветное

Примечание. Обозначения признаков и их состояний приведены в тексте. J3, J4 — личинки 3-го и 4-го возрастов; IF — неполовозрелая осемененная самка.

вторичным (рис. 14, Б, вторичный очаг видообразования помечен овалом). Успеху продвижения Aphelenchida на север, в холодные области Голарктики способствовало приобретение этими нематодами способности к ангидробиозу. Другим важным фактором была специализация ангидробиозной личинки (дауэрларвы) к расселению насекомыми-переносчиками. Специализация первично эктопических, затем эктопаразитических (перешедших к питанию гемолимфой), затем эндопаразитических расселительных личинок способствовала успеху распространения по сходным биотопам с грибным разложением растительной органики. Некоторые группы успешно специализировались как облигатные паразиты насекомых, потеряв зависимость от грибов и растений в жизненном цикле (сем. Acugutturidae и Entaphelenchidae) в новых для Aphelenchida районах распространения. Это соответствует эволюционной тенденции паразитических организмов — занятию новых типов биотопов опосредованно с помощью своих хозяев (Догель, 1962; Галактионов, Добровольский, 2005).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Для проведения исследования частично использованы гранты РФФИ (№ 05-07-90354-в и 06-04-08020), проект «Антарктика» (ФЦП «Мировой океан»), грант Реализация Болонского процесса международной программы в лесном образовании Санкт-Петербургской Государственной Лесотехнической академии и программа «Биоразнообразие».

## Список литературы

Барановская И. А. 1981. Нематоды растений и почв (афеленхоиды и сейнуриды). М.: Наука. 235 с.

Барановская И. А. 1984. Нематоды рода *Paraphelenchus* (Micoletzky, 1922) (Micoletzky, 1925. В кн.: Таксономия и биология фитогельминтов / Ред. Е. Турлыгина. М.: Наука. 5—35.

Галактионов К. В., Добровольский А. А. 2005. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. М. 452 с.

Догель В. А. 1962. Общая паразитология. Л.: Наука. 464 с.

Кирьянова Е. С., Краль Э. Л. 1971. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Л.: Наука. 2 : 522 с.

Коренченко Е. А. 1987. *Cryptaphelenchus diversispicularis* n. sp. (Tylenchida, Aphelencho-didae) — новый вид нематод из жука короеда *Ips subelongatus* (Coleoptera: Ipidae). Паразитология. 21 : 73—78.

Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии. М.: Наука. 1 : 480 с.

Парамонов А. А. 1970. Основы фитогельминтологии. М.: Наука. 3 : 256 с.

Рысс А. Ю. 1987. Типы паразитизма фитонематод и проблема эволюции надсемейств Tylenchoidea и Hoplolaimoidea (Tylenchida). Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Л. 34 : 169—191.

Рысс А. Ю. 1988. Корневые паразитические нематоды семейства Pratylenchidae (Tylenchida) мировой фауны. Л.: Наука. 368 с.

Ушаков С. А., Ясаманов Н. А. 1984. Дрейф материков и климата Земли. М.: Мысль. 206 с., карт., схем., граф.

Allen M. W. 1940. *Anomitus xenurus*, a new genus and species of Tylenchoidea (Nematoda). Proceedings of the Helminthological Society of Washington. 7 : 96—98.

Bajaj H. K., Walia K. K. 2000. A new species of *Laimaphelenchus* Fuchs, 1937 (Nematoda: Aphelenchina) from Kalesar forest, Haryana, India. Indian Journal of Nematology. 30 : 86—110.

Baujard P. 1984. Remarques sur la sous-famille des Ektaphelenchinae Paramonov, 1964 et proposition d'*Ektaphelenchoides* n. gen. (Nematoda: Aphelenchoididae). Revue de Nematologie. 7 : 147—171.

Braasch H. 1998. *Aphelenchoides stammeri* Körner, 1954 — ein in Deutschland weit verbreiterter Holznematode. Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. 50 (12) : 317—319.

Braasch H. 2001. *Bursaphelenchus* species in conifers in Europe: distribution and morphological relationships. EPPO Bulletin. 31 : 127—142.

Brathwaite C. W. D., Siddiqi M. R. 1975. *Rhadinaphelenchus cocophilus*. Commonwealth Institute of Helminthology. Descriptions of plant parasitic nematodes. CAB International, Wallingford, UK. 5 (72) : 1—4.

Cobb N. A. 1927. Note on a new nema, *Aphelenchus retusus*, with a proposed division on Aphelenchus into three subgenera. Journ. of Parasitology. 14 : 57—58.

Franklin M. T., Siddiqi M. R. 1972. *Aphelenchoides besseyi*. CIH Descriptions of Plant-Parasitic Nematodes. CAB International, Wallingford, UK. 1 (4) : 1—4.

Fuchs A. G. 1937. Neue parasitische und halbparasitische Nematoden bei Borkenkäfern und einige andere Nematoden. I. Teil. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Oekologie und Geographie der Tiere. 70 : 291—380.

Gasparrini G. 1864. Sulla maturazione e la qualita dei fichi dei contorni di Napoli. Atti Acad. Pontaniana. 9 : 99—118.

Giblin R. M., Powers T. M., Platzer E. G. 1984. *Bursaphelenchus* sp. and *Sheraphelenchus entomophagus* (Aphelenchoididae), phoretic associates of *Urophorus humeralis* (Coleoptera:

Nitidulidae). Proceedings of the 1 st International Congress of Nematology. Guelph, Canada, 1984: 31 (abstract).

Giblin-Davis R. M., Davies K. A., Morris K., Thomas W. K. 2003. Evolution of parasitism in insecttransmitted plant nematodes. Journ. of Nematology. 35 : 133—141.

Goodey T. 1928. The species of the genus *Aphelenchus*. Journ. of Helminthology. 6 : 121—160.

Hechler H. C. 1963. Description, developmental biology, and feeding habits of *Seinura tenuicaudata* (de Man) J. B. Goodey, 1960 (Nematoda: Aphelenchoididae), a nematode predator. Proceedings of the Helminthological Society of Washington. 30 : 182—195.

Hirling W. 1986. *Laimaphelenchus penardi* (Nematoda: Tylenchida) von Typenfundort und Beitrage zur Eidonomie, Biologie und Verbreitung dieses Nematoden und dreir nahe verwandter Arten. *L. sylvaticus* und *L. praepenardi* n. sp. Zoologische Beitrage. 29 : 349—375.

Hooper D. J. 1974. *Aphelenchus avenae*. Commonwealth Institute of Helminthology. Descriptions of plant parasitic nematodes. CAB International, Wallingford, UK. 4 (50) : 1—4.

Hunt D. J., Hague N. G. M. 1974. A redescription of *Parasitaphelenchus oldhami* Rühm, 1956 (Nematoda: Aphelenchoididae) a parasite of two elm bark beetles: *Scolytus scolytus* and *S. multistriatus*, together with some notes on its biology. Nematologica. 20 : 174—180.

Hunt D. J., Hague N. G. M. 1976. The bionomics of *Cryptaphelenchoides scolyti* n. comb., syn. *Ektaphelenchus scolyti* Rühm, 1956 (Nematoda: Aphelenchoididae), a nematode associate of *Scolytus scolytus* (Coleoptera: Scolytidae). Nematologica. 22 : 212—216.

Hunt D. J. 1980. *Acugutturus parasiticus* n. g., n. sp., a remarkable ectoparasitic aphelenchoid nematode from *Periplaneta americana* (L.) with proposal of Acugutturinae n. subf. Systematic Parasitology. 1 : 167—170.

Hunt D. 1993. Aphelenchida, Longidoridae and Trichodoridae: their systematics and bionomics. Wallingford, UK: CAB International. 352 p.

Laumont C., Carle P. 1971. Nematodes associes et parasites de *Blastophagus destruens* Woll. (Col. Scolytidae). Entomophaga. 16 : 51—66.

Linford M. B. 1937. The feeding of some hollow-stylet nematodes. Proceedings of the Helminthological Society of Washington. 4 : 41—46.

Linford M. B., Oliveira J. M. 1937. The feeding of hollow-spear nematodes on other nematodes. Science. 85 : 295—297.

Mamiya Y. 1984. The pine wood nematode. In: Plant and insect nematodes / Ed. by W. R. Nickle. New York, Basel: Marcel Dekker, Inc. 589—627.

Maslen N. R. 1979. Six new nematode species from the maritime Antarctic. Nematologica. 25 : 288—308.

Massey C. L. 1956. Nematode parasites and associates of the Englemann spruce beetle (*Dendroctonus engelmanni* Hopk.). Proceedings of the Helminthological Society of Washington. 23 : 14—24.

Massey C. L. 1966. The nematode parasites and associates of *Dendroctonus adjunctus* (Coleoptera: Scolytidae) in New Mexico. Annals of the Entomological Society of America. 59 : 424—440.

Massey C. L. 1974. Biology and Taxonomy of Nematode Parasites and Associates of Bark Beetles in the United States. Agriculture Handbook, N 446. Washington: USDA, Forest Service, v + 233 p.

Mayr E. 1969. Principles of systematic zoology. New York, St Louis, San Francisco, Toronto, London, Sydney: McGraw Hill. 428 p.

Nickle W. R. 1970a. Description of Entaphelenchidae fam. n., *Roveaphelenchus jonesi* gen. n., sp. n., and *Sheraphelenchus entomophagus* gen. n., sp. n. (Nematoda: Aphelenchoidea). Proceedings of the Helminthological Society of Washington. 37 : 105—109.

Nickle W. R. 1970b. A taxonomic review of the genera of the Aphelenchoidea (Fuchs, 1937) Thome, 1949 (Nematoda: Tylenchida). Journal of Nematology. 2 : 375—392.

Peneva V., Chipev N. 1999. *Laimaphelenchus helicosoma* (Maslen, 1979) n. comb. (Nematoda: Aphelenchida) from the Livingston Island (the Antarctic). Life Sciences, Bulgarian Antarctic Research. 2 : 57—61.

Poinar G. O. 1969. *Praecocilenchus raphidophorus* n. gen., n. sp. (Nematoda: Aphelenchoidea) parasitizing *Rhynchophorus bilineatus* (Montrouzier) (Coleoptera, Curculionidae) in New Britain. Journ. of Nematology. 1 : 227—231.

Remillet M., Silvain J. F. 1988. *Noctuidorema guyanense* n. g., n. sp. (Nematoda: Aphelenchoididae) ectoparasite of noctuids of the genus *Spodoptera* (Lepidoptera: Noctuidae). Revue de Nematologie. 11 : 21—24.

Rogers C. E., Marti O. G., Simmons A. M., Silvain J. F. 1990a. Host range of *Noctuidonema guyanense* (Nematoda: Aphelenchoididae), an ectoparasite of moths in French Guiana. Review of Agricultural Entomology. 19 : 795—798.

Rogers C. E., Simmons A. M., Marti O. G. 1990b. Parasitism of Lepidoptera adults by *Noctuidonema guyanense* Remillet and Silvain (Nematoda: Aphelenchoididae) in southeastern United States. Journ. of Agricultural Entomology. 7 : 241—245.

Rühm W. 1956. Die Nematoden der Ipiden. Parasitologische Schriftenreihe. 6 : 1—435.

Ryss A., Vieira P., Mota M., Kulinich O. 2005. A synopsis of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) with keys to species. Nematology. 7 (3) : 393—458.

Sauer M. R. 1970. In: Report. CSIRO Australia, Division of Horticultural Research (1967—1969). 98 p.

Saunders J. N., Norris D. M. 1961. Nematode parasites and associates of the smaller European elm bark beetle, *Scolytus multistriatus* (Marsham). Annals of the Entomological Society of America. 54 : 792—798.

Siddiqi M. R. 1974. *Aphelenchoides ritzemabosi*. Commonwealth Institute of Helminthology. Descriptions of plant parasitic nematodes. CAB International. Wallingford, UK. 3 (32) : 1—4.

Siddiqi M. R. 1980. The origin and phylogeny of the nematode orders Tylenchida Thorne, 1949 and Aphelenchida n. ord. Helminthological Abstract. Ser. B. 49 : 143—170.

Simmons A. M., Rogers C. E. 1990a. Distribution and prevalence of an ectoparasitic nematode, *Noctuidonema guyanense*, on moths of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in the tropical Americas. Journ. of Entomological Science. 25 : 510—518.

Simmons A. M., Rogers C. E. 1990b. Temperature and humidity effects on *Noctuidonema* (Nematoda: Aphelenchoididae), an ectoparasite of adult *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), and transfer success during host mating. Annals of the Entomological Society of America. 83 : 1084—1087.

Simmons A. M., Rogers C. E. 1991. Dispersal and seasonal occurrence of *Noctuidonema guyanense*, and ectoparasitic nematode of adult fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae), in the United States. Journ. of Entomological Science. 26 : 136—148.

Thorne G. 1935. Nemic parasites and associates of the mountain pine beetle (*Dendroctonus monticolae*) in Utah. Journ. of Agricultural Research. 51 : 131—144.

Vovlas N., Inserra R. N., Greco N. 1992. *Schistonchus caprifici* parasitizing caprifig (*Ficus carica sylvestris*) florets and the relationship with its fig wasp (*Blastophaga psenes*) vector. Nematologica. 38 : 215—226.

Wachek F. 1955. Die entoparasitischen Tylenchiden. Parasitologische Schriftenreihe. 3 : 1—119.

Wood F. H. 1975. Biology of *Seinura demani* (Nematoda: Aphelenchoididae). Nematologica. 20 : 347—353.

## MAIN EVOLUTION LINES OF PLANT PARASITIC NEMATODES OF THE ORDER APHELENCHIDA SIDDIQI, 1980

A. Yu. Ryss

*Key words:* Aphelenchida, evolution, biogeography, phytонematodes, vectors, insects.

### SUMMARY

Phylogenetic models for each aphelenchid family and phylogeny of the order Aphelenchida as a whole were developed on the base of detailed comparative morphological and bionomical analysis of the order. Bionomical and morphological characters having a phylogenetic significance were selected. Classification proposed by Hunt, 1993 was used as the starting-point of the study.

Life cycles and their evolution in Aphelenchida were analyzed on the base of phylogenetic trees. It is concluded, that aphelenchid ancestors combined mycophagy, plant parasitic, and partly predaceous feeding. Relations of the primitive Aphelenchida with their symbionts developed from the spots of the fungal organic matter decomposition in the «nema-

tode-fungi» associations, followed by a transition to the temporary endoparasitic habit omitting ectoparasitism.

With a complication of the nematodes' life cycles, the insect vector (detritophagous or pollinator) transformed into the real insect host of the parasitic nematode in the 2-host life cycle (with the plant and insect hosts) or in the obligate 1-host entomoparasitic life cycle of the aphelenchid nematodes.

Specialization of the aphelenchid life cycles to insect vectors followed two main ways. In the first way, the resistant to unfavorable environmental conditions nematode juveniles, known already for the primitive aphelenchids transformed into dispersal juveniles, and later into parasitic juveniles. In the second evolution line the dispersal function were laid on inseminated but non-gravid (not egg-producing) females. Both above-mentioned trends of parasitic specialization were arisen independently in different phylogenetic lines of the Aphelenchida. In each line of the parasitic development in different nematode families, the highly specialized ectoparasites, as well as endoparasites on insects, were formed.

In the evolution of life cycle of parasitic nematodes, a tendency to decrease the body size took place. The function of dispersion shifted to more junior juvenile stage (the first line of specialization), or body sizes of non-gravid females and males copulated with the latter become smaller (second specialization line, till the development of dwarf males and location of the males and small inseminated non-gravid females in the uterus of gravid nematode female).

The hypothetic fundamental model of the parasitic cycles' specialization in the order Aphelenchida was developed, basing on the comparison of known life cycles in different phylogenetic lines within aphelenchid families.

The conception of the geographic origin and historic dispersal of the order Aphelenchida was proposed. The origin of the superfamily Aphelenchoidea and order Aphelenchida as a whole probably took place in eastern areas of Gondwana (parts of which are recently Hindustan, Indo-Malaya, Australia and Antarctica), presumably in the Devonian period. When the Gondwana and Laurasia paleocontinents were joined into Pangea in Carbon period, aphelenchids dispersed in the Laurasian part of Pangea. Endemism of the advanced entomophilic ectoparasitic Acugutturidae indicates on the secondary hotbed of speciation in Caribbean area. Development of the anhydrobiotic adaptations in the Aphelenchida promoted their successful invasion in the cold regions of Holarctic. Another important adaptations was the transformation of the initially resistant nematode life cycle phase into the dispersal phases vectored by insects.